RELATIONS ENTRE LA TAILLE DES JUVÉNILES DE SAUMON ATLANTIQUE (*SALMO SALAR*) ET CERTAINES CARACTÉRISTIQUES DE LEURS PROIES

par

J.-C. VIGNES (1)

RÉSUMÉ. - Des analyses stomacales pratiquées sur des juvéniles de saumons atlantiques (*Salmo salar*, L.), nourris expérimentalement avec de la macro-faune benthique naturelle ont permis de déterminer certaines modalités dans la sélection trophique, en relation avec la longueur des poissons. L'étude montre que les masses consommées et la taille des proies augmentent avec la longueur des prédateurs mais que le nombre des captures lui est inversement lié. Les P.F.R. moyens (la largeur maximale des proies/longueur du prédateur) se situent entre 0,019 et 0,035, avec un maximum à 0,057. La fréquence des différents taxons capturés varie avec la longueur des saumons. La taille des proies peut cependant apparaître, dans les conditions présentes, comme le critère principal de sélection.

ABSTRACT. - Relationships between size of Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) and some characteristics of their prey.

Stomach content analyses performed on juvenile Atlantic salmon experimentally exposed to natural benthic macrofauna allowed to determine some modalities of trophic selection in relation to fish length. Mass of prey consumed and prey sizes increased with predator length while the number of captures was inversely related. Food mass weighed by fish mass was inversely related to predator size. Mean P.F.R (prey to fish length ratio) varied between 0.019 and 0.035, with a maximum of 0.057. The frequency of captured taxa varied with salmon length. However, under the condition of this study, prey size seemed to be the main criteria for food selection.

Key-words. - Salmonidae, *Salmo salar*, Parr, Feeding, Predator-prey relationships.

Dans leurs sélections trophiques, les poissons sont limités par de nombreux facteurs. Ces derniers peuvent être morphologiques, comme le diamètre de la bouche, physiologiques et dépendant de la faim du poisson qui s'avère comme un des facteurs prédominant. La prise alimentaire est aussi fonction de la nourriture présente: densité, accessibilité, attraction, rendement énergétique, etc., ainsi que des facteurs exogènes, comme la température, la luminosité, etc.

Cette étude, confrontant des jeunes saumons atlantiques (*Salmo salar*) de 25 à 94 mm de longueur à la fourche à des invertébrés vivants et consommés régulièrement dans le milieu naturel, tente de mettre en évidence des relations entre la taille du prédateur et certaines caractéristiques des proies ingérées.

Sur le saumon atlantique, des expériences ont été menées à partir de nourriture artificielle (Wankowski et Thorpe, 1979; Strademeyer et Thorpe, 1987), de zooplancton (Arnemo *et al.*, 1982; Browman et Marcotte, 1987; Holm, 1987). Basés sur des proies naturelles, les travaux d'Allan (1981) et de Newman et Waters (1984) ont pu mettre en

(1) INRA, Station d'Hydrobiologie, Laboratoire d'Écologie des Poissons, 64310, St Pée-sur-Nivelle, FRANCE.

évidence la relation de taille entre le prédateur et ses proies. Pour les corégones (*Coregonus lavaretus*), Ponton et Muller (1990) trouvent d'étroites relations entre la taille de la bouche et celle des proies ingérées.

Les résultats présentés ici s'inscrivent dans un programme d'étude plus général portant sur la restauration d'une population de saumons dans la rivière Nivelle (Pyrénées atlantiques) (Dumas et Clément, 1993). Les poissons testés sont issus de lots d'élevage mené en milieu semi-naturel et destinés à soutenir la population sauvage par leur introduction en rivière à près de 4 mois d'âge. Une adaptation rapide, en particulier à l'alimentation dans le milieu naturel, leur sera nécessaire pour survivre, après leur déversement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les jeunes saumons (0+) proviennent d'un chenal de frai expérimental situé sur le domaine INRA d'Ainhoa (Bassin de la rivière Nivelle située au Pays-Basque) dont les principales caractéristiques sont très proches des frayères en milieu naturel (température, vitesse et hauteur d'eau, granulométrie). De l'émergence à leur capture, ces jeunes poissons n'ont consommé que de la nourriture naturelle présente sur le substrat du chenal.

Pour l'expérimentation, les individus sont introduits dans des bacs circulaires (diamètre = 2 m), contenant des abris constitués par des pierres. La profondeur d'eau est de 25 cm et la vitesse moyenne du courant se situe autour de 25 cm/s pour un débit de 40 l/mn. La température moyenne a été de 14°C au cours de l'expérience A (3 mai 1994) et de 17,7°C pour l'expérience B (24 août 1994). Trente sept poissons de 27 à 43 mm ont été utilisés pour l'expérience A et 52 individus de 39 à 94 mm pour l'expérience B.

En période de conditionnement (10 jours), le macro-benthos capturé au "filet de Surber" dans le ruisseau d'alimentation est distribué en abondance. Le nourrissage est interrompu 72 h avant les tests, afin d'accroître l'appétit des poissons. Pour éviter toute introduction étrangère d'invertébrés, un filet à mailles fines (0,25 mm) filtre l'arrivée d'eau, avant et pendant les expériences. Pour tenter de supprimer ou de réduire la compétition trophique au cours des tests et d'offrir un spectre alimentaire étendu, afin que chaque individu puisse sélectionner les proies sans contrainte, la faune benthique prélevée sur près de 2 m^2 dans le ruisseau "à truite" alimentant les bacs est distribuée. Des prélèvements pratiqués en juin dans ce secteur, révèlent une densité proche de 33 650 individus/m^2 et une biomasse équivalente à 2,7 g/m^2. Les principaux groupes présents sur le substrat sont les diptères, les éphémèroptères, les trichoptères, les plécoptères, les coléoptères, les crustacés (Gammaridae). La densité des proies jouant un rôle majeur dans l'alimentation (Browman et Marcotte, 1987; Thonney et Gibson, 1989), les quantités importantes offertes aux poissons devraient limiter son incidence. Pour l'expérience B, des larves d'*Ephemera danica* présentant des longueurs très différentes (8 à 18,3 mm) ont été ajoutées à ces invertébrés pour amplifier la gamme de taille des proies offertes aux poissons. Parmi les invertébrés classés divers, figurent des larves de trichoptères, de plécoptères et de mégaloptères, des crustacés et des mollusques.

Le jour de l'expérience, la macro-faune est déversée au crépuscule, sachant que l'alimentation des saumons est essentiellement nocturne (Huru, 1986). Les poissons sont capturés 3 h après la distribution de nourriture et sacrifiés en les immergeant dans un bain à forte concentration de phénoxyéthanol (30‰), puis ils sont fixés dans du formol à 4%. Grove *et al.* (1978), travaillant sur *Salmo gairdneri*, observent que la satiété est assez rapide et s'accomplirait en moins de 1 h. Il est procédé ensuite à l'analyse numérique

(comptage des capsules céphaliques) et pondérale (au 0,01 mg près, poids sec: 24 h à 60°C) du contenu stomacal ainsi qu'à la mesure de plusieurs caractères morphométriques sur les proies ingérées (longueur totale et largeur maximale), sous binoculaire.

Les données recueillies sur les contenus stomacaux (poids total, nombre de proies, leur poids et leur taille) ont été analysées par régression sur la longueur à la fourche des poissons selon les méthodes classiques (Snedecor et Cochran, 1967), en utilisant:

- soit le modèle linéaire: $Y = a + bx$,
- soit le modèle exponentiel: $Y = a\ e^{bx}$ ($\Leftrightarrow$ $\text{Log}\ y = \text{Log}\ a + bx$)

La signification statistique des coefficients a et b a été évaluée par le test t de Student.

RÉSULTATS

Valeur pondérale du contenu stomacal (Fig. 1)

Le poids du contenu stomacal (Q en mg) correspond à la quantité d'aliment absorbée en 3 h, moins la partie digérée dans cet intervalle de temps. Les résultats montrent que le poids des aliments augmente avec la taille des poissons. Ainsi, d'après la formule calculée,

$$Q\ \text{mg} = 0{,}66\ e^{0{,}050\ L\ \text{mm}} \quad (r^2 = 0{,}78)$$

Le coefficient de régression $b = 0{,}050$ ($\sigma = 0{,}003$) est hautement significatif ($t = 17{,}5$, significatif à $p < 0{,}0001$).

Cette relation s'inverse lorsque le poids du contenu stomacal est rapporté au poids du poisson. Le taux de consommation, exprimé en % poids sec aliment / poids sec poisson (Higgins et Talbot, 1985), conduit à la régression:

$$C\% = 4{,}27\ e^{-0{,}0070\ L\ \text{mm}} \quad (r^2 = 0{,}06)$$

Bien que très faible, cette relation est significative ($t = -2{,}43$, significatif à $p = 0{,}02$). Les poissons de petite taille s'alimenteraient donc un peu plus intensément ou digèreraient plus rapidement, ce dernier phénomène ayant été par ailleurs montré par Grove *et al.* (1978).

Nombre de proies (Fig. 2)

Le nombre de proies consommées a tendance à décroître (mais non significativement, $r^2 = 0{,}07$) avec la longueur des poissons. Lorsque le nombre de proies est exprimé au prorata du poids des poissons, on obtient:

$$N\ \text{proies/g de poisson} = 265{,}8\ e^{-0{,}066\ L\ \text{mm}} \quad (r^2 = 0{,}72)$$

Le coefficient de régression $b = 0{,}059$ ($\sigma = 0{,}004$) est hautement significatif ($t = -14{,}9$, significatif à $p = 0{,}0001$). Il existe toutefois une forte variabilité pour les poissons de petites tailles.

Caractéristiques des proies consommées

Poids des proies (Fig. 3)

Le poids moyen d'une proie $\overline{P}$ présente dans l'estomac (poids du contenu stomacal/nombre de proies) augmente considérablement avec la longueur des prédateurs.

$$\overline{P}\ \text{proie} = 0{,}038\ e^{0{,}059\ L\ \text{mm}} \quad (r^2 = 0{,}74)$$

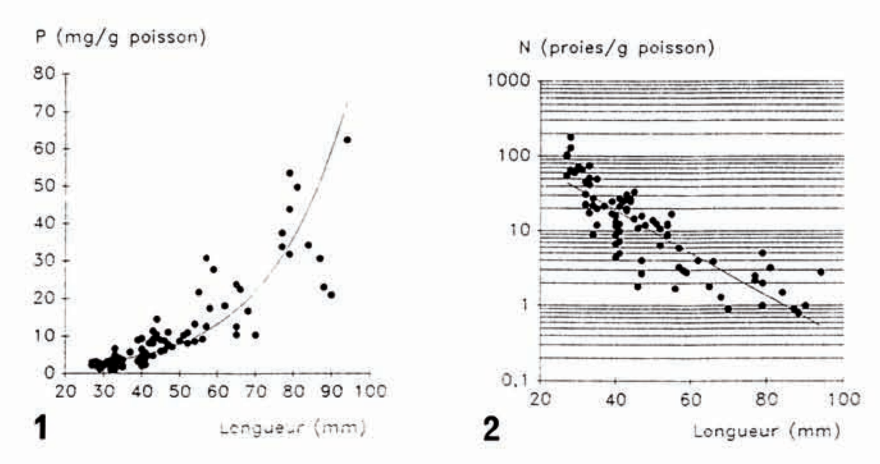


Fig. 1. - Poids moyens (P) du contenu stomacal par g de *Salmo salar* en fonction de leur longueur à la fourche. *[Mean weights (P) of stomach content per g of* Salmo salar *as a function of their fork length.]*
Fig. 2. - Nombres de proies par g de *Salmo salar* en fonction de leur longueur à la fourche. *[Number of prey per g of* Salmo salar *as a function of their fork length.]*

Le coefficient de régression b = 0,059 (σ = 0,004) est hautement significatif (t = 15,7, significatif à p = 0,0001). Toutefois, ces valeurs ne sont que relatives dans la mesure où elles sont sous-évaluées, car elles ne tiennent pas compte des pertes engendrées par le début de la digestion.

Largeur ou diamètre des proies (Tableau I)

Dans l'ingestion de sa nourriture, le poisson est morphologiquement limité par l'ouverture de sa bouche (proportionnelle à la longueur du corps). Le diamètre des proies est donc aussi un critère important de sélection.

Il existe une relation entre la longueur du corps des poissons (L) et la largeur des proies (l):

$$l \text{ mm} = - 0{,}784 + 0{,}046 \text{ L mm} \quad (r^2 = 0{,}98)$$

Les P.F.R, correspondant à la largeur de la proie / longueur à la fourche du poisson (Wankowski, 1977, 1979), varient dans notre étude entre 0,019 pour une larve de Chironomidae, et 0,057 pour une larve de Sialidae.

Choix spécifique des proies (Fig. 4)

Le choix des différents taxons n'est considéré que dans l'expérience B où les poissons et les proies ont une échelle de taille plus étendue. Dans leur sélection trophique, les saumons de tailles supérieures s'orientent plutôt vers les grandes éphéméroptères (*Ephemera danica*, 8 à 13,8 mm) et consomment peu de larves de Chironomidae. Le phénomène inverse est perçu chez les poissons de petites tailles où ces larves de diptères sont plus consommées. Les larves de Baetidae, de tailles intermédiaires (4 à 8,5 mm), subissent une prédation assez comparable par les saumons de petites et de grandes tailles. Les relations obtenues entre la fréquence des principaux taxons capturés et la longueur de leur consommateur sont significatives (Tableau II).

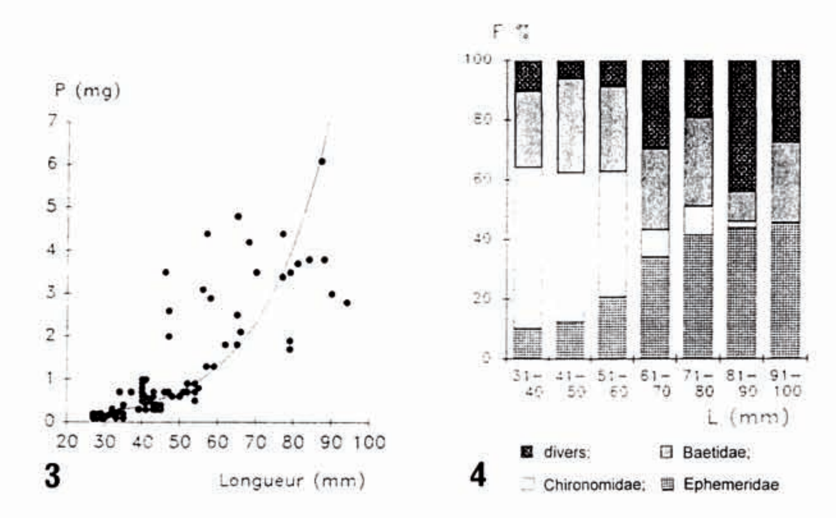


Fig. 3. - Poids moyens des proies consommées en fonction de la longueur à la fourche des *Salmo salar*. *[Mean weights of consummed prey as a function of* Salmo salar *fork length.]*

Fig. 4. - Fréquences numériques des principaux taxons consommés en fonction de la longueur à la fourche des *Salmo salar* (moyennes des classes de tailles). *[Frequencies of main taxa consummed as a function of* Salmo salar *fork length (average of size classes).]*

Analysée sur une espèce (*E. danica*) afin d'éliminer toute autre variable que la taille, la relation entre la longueur des proies et celle du prédateur est déterminante (r^2 = 0,45) pour 50 poissons ayant consommé 159 éphémères:

L mm *Ephemera* = 1,48 + 0,15 L mm prédateur

Taxons	Longueur du corps (mm)	
	maxi	mini
Ephemeridae	18,3	8,0
Baetidae	8,5	3,4
Chironomidae	7,8	2,5
Divers	14,2	2,8

Tableau I. - Longueurs du corps (maximales et minimales) des invertébrés capturés par les parrs de *Salmo salar*. *[Minimal and maximal body lengths of invertebrates ingested by* Salmo salar *parr.]*

% Ephemeridae	= - 22,91 + 0,81 L	r^2 = 0,94
% Baetidae	= 40,03 - 0,22 L	r^2 = 0,58
% Chironomidae	= 99,67 - 1,16 L	r^2 = 0,98
% Divers	= - 6,77 + 0,27 L	r^2 = 0,90

Tableau II. - Relations entre les fréquences numériques relatives (%) des différents taxons consommés et la longueur moyenne à la fourche des *Salmo salar* pour le test B. *[Relationship between relative percent frequencies of consummed taxa and mean length of* Salmo salar *in mm, for the B test.]*

DISCUSSION

Ces résultats confirment l'importance de certaines caractéristiques des proies dans la sélection trophique, notamment la relation directe entre la taille des proies et celle du prédateur chez le jeune saumon atlantique. Les juvéniles se nourrissant à vue, les aliments de grande taille augmentent leur attraction. D'autres paramètres concernant les proies peuvent également intervenir dans le choix du prédateur: l'accessibilité, la densité, la forme, la couleur, la valeur énergétique des proies, etc. (Ware, 1972; Ringler, 1979; Wankowski et Thorpe, 1979; Fausch, 1984; Pyke, 1984; Browman, 1985; Stephens et Krebs, 1986).

Les quantités consommées par les animaux en 3 h au cours des expériences (2,4 à 4% du poids du corps sec) sont relativement fortes et traduisent une densité élevée des invertébrés disponibles et un fort appétit des poissons mis à jeûn pendant les trois jours précédents (1 estomac vide pour 89 poissons analysés). Malgré cet état physiologique, l'alimentation sélective ne semble pas être inhibée et le choix trophique subsiste. Les poissons sélectionnent les invertébrés les plus gros même s'ils sont moins abondants; les Chironomidae sont beaucoup plus nombreux que les éphémères, mais ces dernières seraient énergétiquement plus profitables. Palaheimo et Dickie (1965) remarquent que les poissons recherchent les proies de tailles optimales leur permettant une plus forte croissance. Une barrière morphologique est cependant constituée par l'ouverture de la bouche. Thorpe et Wankowski (1979) constatent que pour le saumon atlantique, la taille de la nourriture représente généralement entre 0,3 à 0,4 fois l'ouverture de la bouche.

Dans cette étude, le poids moyen des proies, calculé en divisant le contenu stomacal par le nombre de proies comptabilisées, ne permet qu'une approche relative entre les poissons de différentes tailles. En effet, une certaine partie des aliments est digérée, la prise de nourriture pouvant se situer entre 0 et 3 h (intervalle de temps entre la distribution de nourriture et l'autopsie des poissons). De nombreux travaux ont montré que la vitesse du transit stomacal varie avec la taille des poissons (Swenson et Smith, 1973; Jobling *et al.*, 1977; Grove *et al.*, 1978; Bromley, 1987). Les expériences ne se déroulant que sur un faible laps de temps, la digestion ne devrait pas avoir de conséquences importantes entraînant des dérives et ne permettant pas de comparer les résultats obtenus sur les poissons de différentes tailles.

Les principaux taxons consommés étant de longueurs différentes, il apparaît difficile de déterminer le critère (taille ou espèce) influant sur la sélection, et particulièrement chez les animaux de grande taille. La mobilité des proies qui les rend plus attractives est aussi à considérer. Les Chironomidae de petites tailles demeurent sur le fond et se déplacent peu, alors que les larves d'éphémères (Baetidae) sont plus mobiles, donc plus visibles et accessibles. Strademeyer et Thorpe (1987) observent que près de 75% des proies capturées par les saumons sont dérivantes. Analysée sur une seule espèce (*Ephemera danica*), la relation de longueur entre la proie et son prédateur démontre bien la prédominance de ce paramètre dans la sélection trophique. Chez la truite fario (*Salmo trutta*), Neveu et Thibault (1977) constatent que des poissons de 2 classes d'âge adjacentes peuvent capturer le même organisme, mais à des tailles différentes.

Dans leur choix taxinomique, les saumons consommant des Chironomidae et des Baetidae s'orientent déjà vers un régime très proche du milieu naturel (Huru, 1986; Peterson et Martin-Robichaud, 1986; Vignes, 1995) et modifient peu la composition de leur repas depuis leur émergence des graviers (Vignes et Héland, 1995).

Remerciements. - Je tiens à remercier Jean-Marie Blanc (INRA) pour son aide dans l'analyse statistique des données.

RÉFÉRENCES

ALLAN J.D., 1981. - Determinants of diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream. *Can. J. Aquat. Sci.*, 38: 184-192.

ARNEMO R., PUKE C. & N.G. STEFFNER, 1982. - Feeding during the first weeks of young salmon in a pond. *Arch. Hydrobiol.*, 89: 265-273.

BROMLEY P.J., 1987. - The effects of food type, meal size and body weight on digestion and gastric evacuation in turbot, *Scophthalmus maximus* L. *J. Fish Biol.*, 30: 501-512.

BROWMAN H.I., 1985. - Feeding behaviour in fry of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). M.Sc. Th. 141 p. McGill Univ., Montreal.

BROWMAN H.I. & B.M. MARCOTTE, 1987. - The effect of prey and background color on feeding in Atlantic salmon (*Salmo salar*) alevins. *Holarct. Ecol.*, 103: 163-170.

DUMAS J. & O. CLEMENT, 1993. - Évolution du stock de saumons dans la Nivelle. *In:* Actes du Colloque "Pour un Retour des Poissons migrateurs", Toulouse, pp. 141-146.

FAUSCH K.D., 1984. - Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Can. J. Zool.*, 62: 441-451.

GROVE D.J., LOIZIDES L.G. & J. NOTT, 1978. - Satiation amount, frequency of feeding and gastric emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.*, 12: 507-516.

HIGGINS P.J. & C. TALBOT, 1985. - Growth and feeding in juvenile Atlantic salmon. *In:* Nutrition and Feeding in Fish (Cowey C.B., Mackie J.G. & J.G. Bell, eds), pp. 243-263. London: Acad. Press.

HOLM J.C., 1987. - Atlantic salmon start feeding with live zooplankton pressure shock treatment to increase prey availabity. *Aquacult. Engen.*, 6: 1-14.

HURU H., 1986. - Diurnal variations in the diet of 0 to 3 years old Atlantic salmon *Salmo salar* L. semiarctic summer conditions in the Alta river, Northern Norway. *Fauna Norv.*, Ser. A, 7: 33-40.

JOBLING M., GWYTHER D. & D.J. GROVE, 1977. - Some effects of temperature, meal size and body weight on gastric evacuation time in the dab *Limanda limanda* (L.). *J. Fish Biol.*, 10: 291-298.

NEVEU A. & M. THIBAULT, 1977. - Comportement alimentaire d'une population sauvage de truites fario (*Salmo trutta* L.) dans un ruisseau des Pyrénées atlantiques, le Lissuraga. *Annls. Hydrobiol.*, 8: 111-128.

NEWMAN R.M. & T.F. WATERS, 1984. - Size selective predation on *Gammarus pseudolimnaeus* by trout and sculpins. *Ecology*, 65: 1535-1545.

NORTHMORE D., VOLKMAN F.C. & D. YAGER, 1978. - Vision in fishes: color and pattern. *In:* The Behavior of Fish and other aquatic Animals (Mostofsky D.I., ed.), pp 79-136. New York: Acad. Press.

PALAHEIMO J.E. & L.M. DICKIE, 1966. - Food and growth of fishes. III. Relations among food, body size and growth efficiency. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 23: 1209-1248.

PETERSON R.H. & D.J. MARTIN-ROBICHAUD, 1986. - Aquatic insect histories and Atlantic salmon fry diets in the St Croix River, New Brunswick, Canada. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1485: 30 p.

PONTON D. & R. MULLER, 1990. - Size of prey by whitefish, *Coregonus* sp., larvae. Are *Coregonus* larvae gape-limited predators? *J. Fish Biol.*, 36: 67-72.

PYKE G.H., 1984. - Optimal foraging theory: A critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 523-575.

RINGLER N.H., 1979. - Selective predation by drift-feeding brown trout (*Salmo trutta*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 36: 392-403.

ROSCH R., 1987. - Effect of experimental conditions on the stomach evacuation of *Coregonus lavaretus* L. *J. Fish Biol.*, 30: 521-531.

SNEDECOR G.W. & W.G. COCHRAN, 1967. - Statistical Methods. 653 p. Ames, USA: The Iowa State Univ. Press.

STEPHENS D.W. & J.R. KREBS, 1986. - Foraging Theory. Princeton: Princeton Univ. Press.

STRADEMEYER J.E. & J.E. THORPE, 1987. - Feeding behaviour of wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr in mid-to late summer in a Scottish river. *Aquat. Fish Manag.*, 18: 33-49.

SWENSON W.A. & L.L. SMITH, 1973. - Gastric digestion, food consumption and food conversion efficiency in walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 30: 1327-1336.

THONNEY J.P. & R.J. GIBSON, 1989. - Feeding strategies of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a Newfoundland river. *Can. Fld. Nat.*, 103: 48-56.

THORPE J.E. & J.W WANKOWSKI, 1979. - Food presentation and food particle size for juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *In:* Finfish Nutrition and Fishfeed Technology. Vol. 1 (Halver J.E. & K. Tiews, eds). Berlin: H. Heenermann GmbII & Co.

VIGNES J.C. & M. HELAND, 1995. - Comportement alimentaire au cours du changement d'habitat lié à l'émergence chez le saumon atlantique, *Salmo salar* L., et la truite commune, *Salmo trutta* L., en conditions semi-naturelles. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 337/338/339: 207-214.

VIGNES J.-C., 1995. - L'alimentation des jeunes saumons (*Salmo salar* L.) dans une rivière du Pays-Basque, la Nivelle. *Munibe*, 47: 97-100.

WANKOWSKI J.W.J., 1977. - The role of prey size in the feeding behaviour and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). PhD. Th., Univ. Stirling, Scotland.

WANKOWSKI J.W.J., 1979. - Morphological limitations, prey size selectivity and growth response of juvenile atlantic salmon, *Salmo salar*. *J. Fish Biol.*, 14: 89-100.

WANKOWSKI J.W.J & J.E. THORPE, 1979. - The role of food particle size in the growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *J. Fish Biol.*, 14: 351-370

WARE D.M, 1972. - Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density, and prey size. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29: 1193-1201.

Reçu le 03.04.1996.
Accepté pour publication le 05.12.1997.